Mitt. Münch. Ent. Ges.	82	3-19	München, 31.12.1992	ISSN 0340-4943

Die Köcherfliegen der Balearen: Ein möglicher Schlüssel zum Verständnis der Entstehung mediterraner Fließwasser - Ökosysteme.

(Trichoptera) *

Von **Hans Malicky**

Abstract

The caddisflies of the Balearic Islands: a possible key to understand the evolution of Mediterranean running water **ecosystems**. - The caddisflies of the Balearic Islands are analysed in zoogeographical and ecological respect. All 20 species live in running water, no standing water species was found. Most species are in common with the Iberian Peninsula. Two widespread species (*Hydropsyche angustipennis, Tinodes waeneri*) are subspecifically different. It is suggested that the stream ecosystems have evolved in close connection with the climatic changes from humid Tertiary climate (with two possible surviving species: *Agapetus quadratus* and *Leptodrusus budtzi*) to Mediterranean type climate (with the adaptation to intermittent stream conditions in two species of Stenophylacini). The drought conditions in summer in the Baleares are not as extreme as e.g. in the Aegean Islands so that most species are able to survive short dry periods in their larval stages. On the other hand, this resistance to mild dry conditions is not the same throughout Trichoptera so that the total number of species is low, as compared with the adjacent mainlands.

Einleitung

Die mediterrane Region zeichnet sich durch eine ausgeprägte Sommertrockenheit bei Gesamtniederschlägen aus, die in der Jahressumme im gleichen Bereich wie die von Mitteleuropa liegen. In Mitteleuropa fallen die meisten Niederschläge zur Zeit der höchsten Temperaturen, so daß eine gleichmäßige Wasserversorgung der Vegetation und der Bäche über das ganze Jahr hin gewährleistet ist. Im Mediterrangebiet hingegen regnet es überwiegend im Winter, und die weitaus meisten Fließgewässer liegen im Sommer wochen- oder monatelang trocken. Ephemere Bäche führen nur sehr kurz Wasser, so daß sich keine (nicht einmal speziell angepaßte) Tiere in dieser Zeit entwickeln können. Intermittierende Bäche hingegen führen mehrere Monate lang Wasser, und eine Fauna aus speziell angepaßten Tieren kann sich entwickeln. Dazu kommen noch relativ sehr wenige, in ihrer Gesamtheit (über die ganze Region gerechnet) aber trotzdem viele Bäche, die permanent fließen. Ihre Fauna ist nicht an die Sommertrockenheit angepaßt. "Permanent fließen" bedeutet bei mediterranen Bächen nicht, daß der Bach im ganzen Verlauf seines Laufes ganzjährig fließt, sondern damit ist gemeint, daß es Strecken gibt, die viele Kilometer, aber auch nur wenige Meter lang sein können, in denen über den Sommer hin kontinuierlich Wasser fließt. Die Menge des Wassers ist dabei ziemlich egal, wesentlich ist nur, daß es keine Unterbrechung in der Wasserführung gibt. Es kann auch sein, daß es in aufeinanderfolgenden Jahren nicht genau die selben Stellen sind, die permanente Wasserführung aufweisen.

Am besten ausgeprägt ist der mediterrane Klimatyp in jenen Landstrichen, die von der Vegetationskunde als "eumediterrane" Region zusammengefaßt werden. Sie umfaßt die Küstengebiete der Levante, die Südküste Kleinasiens, Zypern, die Inseln und weite Küstenregionen Griechenlands, Sizilien, die Balearen,

---

* Mit Unterstützung durch den Fonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung in Österreich, Projekte Nr. 1796, 2986 und 4040.

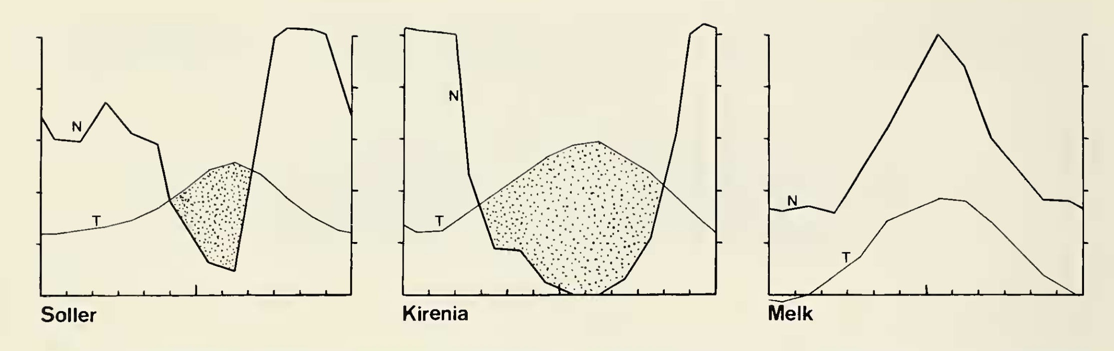


Abb. 1: Klimadiagramme zum Vergleich: Mallorca (Punta Grossa de Sóller, 17,9°C Jahresmittel, 757 mm Jahresniederschlag); Ostmediterran (Kirenia, 20,5°C, 543mm); Mitteleuropa (Melk, 8,8°C, 660mm). - N. Niederschlag, T. Temperatur. Horizontal: Monate. Punktiert: Trockenperiode. Nach WALTHER & LIETH (1967) verändert.

Teile der Küstenregionen Süditaliens, Sardiniens und Korsikas, Spaniens, Marokkos, Algeriens, Tunesiens sowie der Cyrenaika (WALTHER & LIETH 1967). Aber auch innerhalb dieses Bereichs gibt es erhebliche Unterschiede in der Länge der sommerlichen Trockenzeit. So fällt beispielsweise auf Kreta vom Mai bis in den Oktober im Normalfall kein Regen; in Teilen des westlichen Mediterrangebiets, wie auf den Balearen, ist diese Trockenzeit wesentlich kürzer (Abb. 1).

Diese Besonderheiten sind das Ergebnis einer Evolution von Millionen Jahren. Dazu kommen noch viele geographische Besonderheiten, vor allem auf den Inseln, die individuell verschiedene geologische, vegetationskundliche und anthropogene Entwicklung durchgemacht haben.

Problemstellung

In dieser Arbeit wird die Trichopterenfauna in ökologischer und zoogeographischer Hinsicht untersucht. Es wird versucht, ihre Entstehung zeitlich und ursächlich zu deuten. Das Ergebnis soll ein Modell für die vollständigen Fließwasser-Ökosysteme dieser Inseln sein.

Wir können nicht erwarten, für alle beobachteten Fälle überzeugende Erklärungen zu finden. Ein möglicher Weg auf der Suche ist der Vergleich der Artenzusammensetzung der Faunen und der rezenten ökologischen Bedingungen in verschiedenen Teilregionen. Die Aufsplitterung der Mediterranregion in stark gegliederte Festländer und viele Inseln macht sie zu einem der faszinierendsten Studienobjekte der historischen und ökologischen Biogeographie.

Eine Studie über die Evolution von Fließwasser-Ökosystemen sollte auch die biotischen Voraussetzungen berücksichtigen, vor allem die Nahrungsgrundlage der Bachtiere, wobei in erster Linie an die Versorgung mit lebenden und abgestorbenen Pflanzenteilen sowie mit den darauf wachsenden Mikroorganismen zu denken ist. Im vorliegenden Falle kann das aber aus folgenden Gründen vernachlässigt werden. 1.) Die Geschichte der Inselbäche geht nicht weiter zurück als bis ins Tertiär. Damals gab es schon längst, ebenso wie heute, eine reiche terrestrische und aquatische Vegetation mit ihren Abbauprodukten. - 2.) Wir haben keinen Hinweis darauf, daß balearische Trichopteren irgendeine spezifische Pflanzennahrung brauchen würden, vergleichbar etwa einer Wirtspflanzenspezifität bei vielen Lepidopteren. Bei karnivoren Arten könnte es eine Beutespezifität geben, aber dies ist nicht Gegenstand dieser Arbeit.

Material und Methoden

Die Balearen sind zwar schon seit zweihundert Jahren Gegenstand zoologischer Forschung, aber die Tierwelt der Fließgewässer war, so wie allgemein im Mittelmeergebiet, bis vor wenigen Jahren unbekannt geblieben. Die vorliegende Arbeit ist Ergebnis von zwei Reisen im Mai 1978 nach Mallorca und Ibiza sowie im Oktober 1981 nach Mallorca und Menorca, sowie der Auswertung von Material, das ich von Kollegen erhalten habe. Auf diesen Reisen wurden an zahlreichen Bächen punktförmig, d.h. in einem Bereich von jeweils wenigen Metern, qualitative Benthosproben mit den üblichen Netzen gewonnen, es wurden die

Tabelle 1. Liste der von den Balearen bekannten Köcherfliegen.

	Mallorca	Ibiza	Menorca
Rhyacophilidae			
Rhyacophila munda McL. 1862	+		+
Glossosomatidae			
Agapetus quadratus MOSELY 1930	+		
Hydroptilidae			
Hydroptila giudicellorum BOTS. 1980	+	+	
H. vectis CURTIS 1834	+	+	
H. juba ENDERLEIN 1929	+		
Hydroptila sp. (*sparsa* Gruppe)	+		
Oxyethira falcata MORTON 1893		+	
O. unidentata McL. 1884	+	+	
Oxyethira sp. (nur Köcher)			+
Stactobia sp.	+		
Philopotamidae			
Chimarra marginata LINNAEUS 1767	+		+
Hydropsychidae			
Hydropsyche exocellata DUFOUR 1841			+
H. angustipennis mallorcana MAL. 1980	+		
Polycentropodidae			
Polycentropus kingi McL. 1881	+		
Psychomyidae			
Tinodes maclachlani KIMMINS 1966	+		+
T. waeneri pollensa MALICKY 1987	+		
Ecnomidae			
Ecnomus tenellus RAMBUR 1842	+		
Limnephilidae			
Leptodrusus budtzi ULMER 1913	+		
Mesophylax aspersus RAMBUR 1842	+	+	
Micropterna fissa McL. 1875	+	+	
Leptoceridae			
Athripsodes braueri PICTET 1865	+		+

Steine im Bach abgesucht; verschiedene Tiere wurden gezielt visuell gesucht, die Ufervegetation wurde abgekätschert, und wenn immer möglich wurde nachts Lichtfang betrieben. Dazu wurde routinemäßig die Wassertemperatur gemessen. Hier beschränke ich mich auf die Auswertung der Trichoptera. Die Besprechung anderer Tiergruppen wird bei anderer Gelegenheit erfolgen.

Die Köcherfliegen sind eine Gruppe von Wasserinsekten mit mittlerem Artenumfang (etwa 1300 Arten in Europa und dem Mediterrangebiet nach MALICKY (1983) und guter ökologischer Differenzierung auf Artniveau. Ihre Taxonomie und Verbreitung ist heute, dank der intensiven Arbeit vieler Spezialisten in den letzten 30 Jahren, ausreichend bekannt, so daß die Determination der Adulten einfach ist und zoogeographische Schlüsse auf sicherer Grundlage stehen. In bestimmten Fällen, wie gerade auf den Mittelmeerinseln mit ihren geringen Artenzahlen, kann man auch die Larven hinreichend genau den Arten zuordnen. Die Trichoptera eignen sich daher ausgezeichnet für zoogeographische und ökologische Analysen.

Für die Existenz von Köcherfliegen sind Binnengewässer, im Mittelmeergebiet in erster Linie fließende Gewässer, notwendig, was eine gewisse Mindestgröße von Inseln voraussetzt. Auf den Balearen können nur auf Mallorca, Menorca und Ibiza Köcherfliegen leben. Die kleineren Inseln bieten ihnen keine Existenzmöglichkeiten. Selbst auf Ibiza sind sie schon an ihrer Existenzgrenze. Nur Mallorca hat eine nennenswerte Vielfalt von Bächen. Auf Menorca und Ibiza gibt es äußerst wenige Bäche.

Das Klima der Balearen ist ausgeprägt mediterran mit einer dreimonatigen Trockenzeit von Juni bis September und einem Niederschlagsmaximum im Oktober-November und einem kleineren Maximum im März. Aber auch in den trockensten Monaten können geringe Niederschläge (unter 10mm) fallen (Abb.1). Der Jahresniederschlag variiert je nach der Lage des Ortes und der Seehöhe zwischen ungefähr 400 (Palma) und 1500 mm (in den höheren Lagen der Sierra del Norte). Die kleineren Inseln haben wohl noch niedrigere

Werte. Das Jahresmittel der Temperatur beträgt in niedrigen Lagen ungefähr 17-18°C (WALTHER & LIETH 1967, COLOM 1980). Somit wären die Voraussetzungen für die Existenz zahlreicher Bäche auf Mallorca günstig, wenn nicht der Untergrund fast überall aus Kalk bestehen würde, in dem Oberflächenwasser leicht versickert.

Ergebnisse

Liste der nachgewiesenen Köcherfliegen

Die Artenliste kann aus Tabelle 1 entnommen werden. Ich habe schon früher (MALICKY 1980) eine solche Liste publiziert, die ich in einigen Punkten korrigieren muß. *Hydroptila tineoides* ist durch *H. giudicellorum* zu ersetzen, die damals noch nicht beschrieben war. *Micropterna lavandieri* war eine Fehlbestimmung; es handelte sich um das damals noch unbekannte ♀ von *Leptodrusus budtzi*. Die *Hydropsyche* von Menorca liegt nur als Larve vor, die D. G. de JALÓN (i.l.) für *exocellata* hält; mit Sicherheit ist es nicht die von Mallorca bekannte *angustipennis mallorcana*. Die *Stactobia* sp. wurde als Larve von F. Vaillant in einem Bach auf Mallorca gefunden, aber es liegen keine Adulten vor, so daß über ihre Artzugehörigkeit nichts gesagt werden kann. Von der *Hydroptila* aus der *sparsa*-Gruppe habe ich nur ♀♀, die zwar bestimmbar wären, bei denen es sich aber, da von den Balearen keine dazugehörigen ♂♂ bekannt sind, auch um eine neue Art handeln könnte. "*Hydroptila* sp.nahe *vichtaspa*" in der Liste von 1980 ist *H. juba*. Von NAVÁS (1914) wurden auch *Tinodes aureola* und *Agapetus fuscipes* von Mallorca gemeldet. Ersterer ist synonym zu *maclachlani*, letzterer ist ohne Belege angesichts der bekannten Arbeitsweise dieses Autors nicht glaubwürdig.

Beispiele einiger Bäche und ihrer Trichopteren

Bach bei Puigpuñent, etwa 10 km NW von Palma. Der Bach kommt von Westen und fließt permanent ungefähr bis zum genannten Ort. Weiter östlich versiegt er allmählich im Schotterbett je nach Jahreszeit und liegt für den Rest des Jahres trocken. Lage: 2°31'E, 39°37'N, 200m. Wasserführung im Mai 1978 etwa 50-100 l/sec, im Oktober 1981 kaum 10 l/sec. Umgebung und Bettschotter aus Kalk (Abb.2), quellwärts zunehmend Tuffbildung im Sediment, das dadurch stellenweise hart verkittet ist. Wassertemperaturen Mitte Mai zwischen 13,1 und 16,5°C, Anfang Oktober zwischen 16,5 und 19,1°C. Aufsammlungen am 12., 15.-17., 24. und 29.5.1978 und am 6.10.1981. Beim Besuch im Herbst 1981 waren unterhalb des Ortes im Bachbett Bauarbeiten im Gange, möglicherweise sollte dort ein Reservoir errichtet werden. Aus diesem Grund ist es auch nicht sicher, ob der Bach überhaupt noch existiert. Arten: *A. quadratus* (überaus häufig; die Köcher bedeckten zu Tausenden dichtgedrängt die Oberfläche der Steine im Bachbett), *H. vectis*, *H. juba*, *H. a. mallorcana*, *P. kingi*, *T. maclachlani*, *E. tenellus*, *M. aspersus*, *A. braueri*.

Bach am Südhang des Puig Mayor, etwa 5 km NE von Soller. Kalkfelsen, steiles Bachbett mit größeren Blöcken und Kaskaden, im Oktober mit leicht durchströmten Resttümpeln (Abb.3). 2°46'E, 39°47'N, Seehöhe 750m. Wasserführung im Mai unter 10l/sec. Wassertemperaturen Anfang Mai 10,0-13,8°C, Ende Mai 10,4-11,8°C, Anfang Oktober 13,2°C. Aufsammlungen : 7.-9.5.,16.5.,25.-29.5.1978, 1.-6.10.1981. - *R. munda*, *H. vectis*, *H. juba*, *P. kingi*, *T. maclachlani*, *L. budtzi*.

Kleines Bächlein im Gestrüpp ca.1 km S von Calobra entlang der Straße. 2°48'E, 39°51'N, Seehöhe 90m. Untergrund Kalk. Wasserführung im Mai unter 10 l/sec. Aufsammlungen am 9. und 24.5.78. Am 2.10.81 war das Bachbett trocken und alles Buschwerk in seiner Umgebung durch Feuer zerstört. Möglicherweise ist das Wasser inzwischen abgeleitet worden. Wassertemperaturen am 9.5.78: 13,7-13,9°C, am 24.5.78: 14,2-14,8°C. - *H. juba*, *C. marginata*, *P. kingi*, *T. maclachlani*, *M. aspersus*.

Abb. 2-4: 2. Ansicht des Baches von Puigpuñent im Mai. Biotop von u.a. *Agapetus quadratus* und *Hydropsyche angustipennis mallorcana*.. 3. Ansicht des Baches am Südhang des Puig Mayor im Mai. Biotop von u.a. *Leptodrusus budtzi* und *Rhyacophila munda*.. 4. Rio Santa Eulalia auf Ibiza: schwach durchströmte Resttümpel mit Makrophyten im Mai. Biotop von *Hydroptila*- und *Oxyethira*-Arten. ▷







Abb. 5: Gesamtareal von *Hydropsyche angustipennis*. Nur auf Mallorca subspezifische Differenzierung.

Breiter Bach neben der Straße 4 km SW von Pollensa, 2°59'E, 39°53'N. Beim Besuch am 3.-5.10.81 waren nur große Resttümpel mit Wasser gefüllt, die aber eine deutliche Strömung aufwiesen. Untergrund: Kalkschotter und anstehender Kalkfels. Wassertemperaturen 16,8-17,6°C. Arten: *H. giudicellorum*, *Hydroptila* sp., *O. unidentata*, *T. maclachlani*, *T. w. pollensa*, *M. aspersus*.

Ibiza, Rio Santa Eulalia, 6 km S von San Miguel, 1°26'E, 39°01'N, 120m, 20.-21.5.1978. Rinnsal und Resttümpel, stark mit Pflanzen verwachsen (Abb.4). Wassertemperatur 17,5-21,1°C. Arten: *H. giudicellorum*, *H. vectis*, *O. falcata*, *O. unidentata*. Nach CROSSKEY (1991) war dieser Bach im April 1984 ganz trocken.

Menorca, Barranco de Cola Galdana: Material gesammelt von L.Filbà am 9.4.1979: *Oxyethira* sp., *C. marginata*, *T. maclachlani*, *H. exocellata*, *A. braueri*.

Diese Beispiele wurden ausgewählt, um die charakteristische Zusammensetzung der Faunen bestimmter Bäche zu zeigen. Bei den kurzen Besuchen konnten die Faunen nicht komplett erfaßt werden, so daß die eine oder andere Art zusätzlich zu erwarten ist, aber die Aufnahmen sind repräsentativ. Sofort fällt auf, daß die Artenzahlen sehr gering sind. In Mitteleuropa kann man in jedem durchschnittlichen Bach 30 Arten erwarten, und auch bei einer kurzzeitigen Aufnahme sind es erfahrungsgemäß 15 bis 20; hier sind es selbst in dem schönen Bach von Puigpunyent nur zehn. Das ist bei einer Gesamtzahl von 18 Arten auf Mallorca nicht verwunderlich, aber fünf oder sechs Arten in Bächen, in denen die Lebensbedingungen für eine Bachfauna zumindest nicht ungünstig sind (wie auch das Vorkommen von vielen anderen Wassertieren aus anderen Gruppen beweist) und die sogar reliktäre Arten wie *L. budtzi* und *A. quadratus* enthalten, sind nach



Abb. 6: Gesamtareal von *Tinodes waeneri*. Nur auf Mallorca subspezifisch differenziert.

den Erfahrungen auf anderen Inseln des Mittelmeers recht wenig. Zahlreiche weitere untersuchte Bäche sind noch weit ärmer. Auch von den beiden Bächen auf Menorca, von denen ich Material oder Informationen habe, sind nur je 5 Arten bekannt, und der einzige Bach auf Ibiza, der halbwegs permanent fließt (was in diesem Fall bedeutet, daß im Bachlauf winzige Resttümpel, mit Fadenalgen erfüllt, den Sommer überdauern dürften), lieferte nur vier Arten.

Diskussion

Verbreitung und Zoogeographie

Zur besseren Übersicht seien die Arten zunächst in Gruppen ähnlicher Verbreitung gegliedert.

Endemiten sind bei Trichopteren auf den Balearen nur auf subspezifischem Niveau bekannt:

Hydropsyche angustipennis mallorcana (Abb.5) und

Tinodes waeneri pollensa (Abb.6)

Dabei fällt auf, daß es sich in beiden Fällen nicht um Subspezies von mediterranen Arten handelt, wie man es z.B. nach den Erfahrungen auf den Inseln des ostmediterranen Raumes erwarten würde, sondern um Subspezies von in Mitteleuropa und darüber hinaus weitverbreiteten relativ euryöken Arten. Eine spezifische Abtrennung ist bei beiden nicht gerechtfertigt, weil sie sich nur in einem Merkmal, in diesem aber deutlich, von den Nominatformen unterscheiden. Geringe Unterschiede zeigen auch andere Arten, z.B.

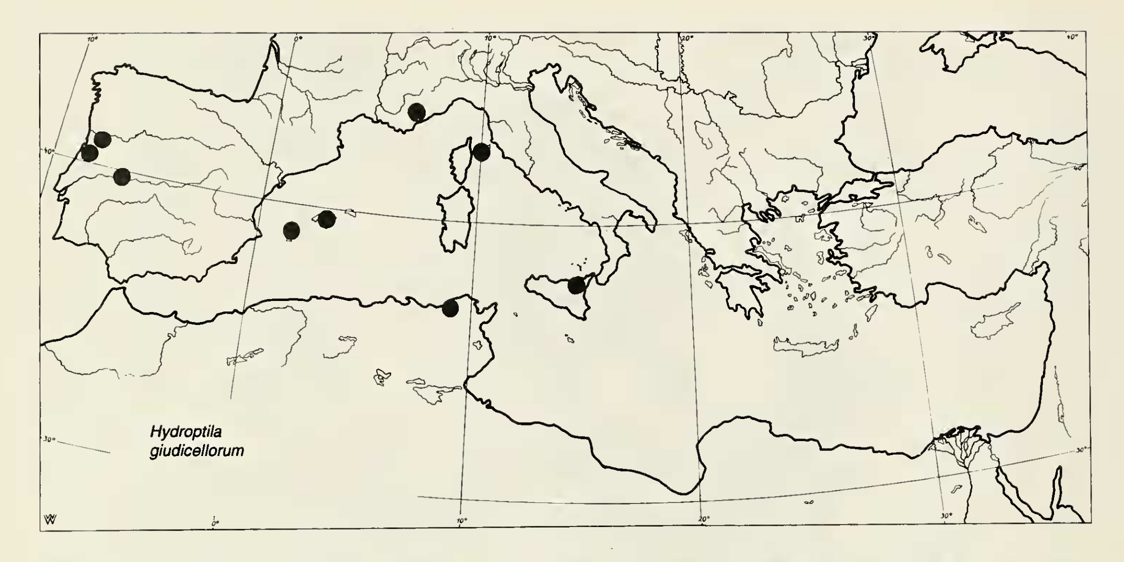


Abb. 7: Gesamtareal von *Hydroptila giudicellorum*. Die Verbreitung ist noch lückenhaft bekannt, da diese Art erst kürzlich beschrieben wurde.

Polycentropus kingi und *Tinodes maclachlani*. Wieweit die kleinen Unterschiede bei der ersten Art für Mallorca typisch sind, kann ich derzeit noch nicht sagen. Die ♂♂ von *T. maclachlani* haben auf Mallorca eine in der Ventralansicht erkennbare Zähnung der unteren Anhänge, die bei Tieren verschiedener anderer Herkunft fehlt. Aber eine solche Zähnung wurde z.B. auch von Sizilien beschrieben (BOTOSANEANU, CIANFICCONI & MORETTI 1986) und ist daher nicht für Mallorca typisch. - Bei terrestrischen Tieren und Pflanzen gibt es einige Balearen-Endemiten, ja sogar endemische Gattungen (COLOM 1980), aber ihr Anteil an der Fauna ist, verglichen etwa mit manchen Inseln der Ägäis, gering.

Weitverbreitete südwesteuropäische oder westmediterrane Arten. Diese Gruppe dominiert auf den Balearen, zu ihr sind zu rechnen:

Rhyacophila munda
H. giudicellorum (Abb.7)
H. juba
O. unidentata
C. marginata
P. kingi
T. maclachlani (Abb.8)
H. exocellata
A. braueri.

Weitverbreitete Arten, die in diesem Zusammenhang zoogeographisch nicht viel aussagen, sind folgende:

H. vectis
O.falcata
E.tenellus
M.aspersus
M.fissa

Schließlich gibt es noch zwei tyrrhenische Endemiten:

A.quadratus und
L.budtzi.

A. quadratus ist von Korsika (Bastia) beschrieben worden und wurde dort noch von einem weiteren Fundort (Corte, GIUDICELLI pers.Mitt.) bekannt. Der erste Fund konnte später nicht verifiziert werden, weil möglicherweise der Biotop zerstört ist. Bei Corte ist die Larve im Ausrinn einer großen Quelle sehr häufig.



Abb. 8: Gesamtareal von *Tinodes maclachlani*.

Das trifft auf den Bach von Puigpuñent auch zu. *A.quadratus* ist eine in beiden Geschlechtern gut kenntliche (MALICKY 1983:33,40) Art, die man zwar bei oberflächlicher Betrachtung übersehen könnte, die aber bisher nirgends anders gefunden wurde.

L. budtzi wurde nach einem korsischen ♂ beschrieben. Noch SCHMID (1956) waren nur zwei Exemplare bekannt. Später war die Art auch auf Sardinien gefunden worden, und bei den Aufsammlungen von HARTIG, GIUDICELLI (1968) und MORETTI und seinen Mitarbeitern (MORETTI & CIANFICCONI 1981) und mir selber stellte sich heraus, daß sie auf den beiden großen Inseln häufig ist. Sie ist auch auf Mallorca (bei Soller) in dem einzigen Bach, in dem ich sie gefunden habe, sehr häufig. Vaillant (pers.Mitt.) waren schon früher diese häufigen Limnephilidenlarven in diesem Bach aufgefallen, aber er wußte nicht, was sie sind. Bei meinem Besuch im Mai 1978 nahm ich einige lebend mit, aus denen im Labor im Herbst zwei ♀♀ schlüpften, die ich zuerst für *Micropterna lavandieri* hielt, was sich bald als Irrtum herausstellte. Im Herbst 1981 fand ich auf Korsika die ♀♀, die versteckt leben und im Gegensatz zu den ♂♂, die man leicht tags kätschern und nachts am Licht fangen kann, schwer zu finden sind. Fast gleichzeitig fand ich die Adulten auch auf Mallorca. Beschreibungen und Abbildungen der Larve gibt es bei MORETTI & PIRISINU (1981) und GIUDICELLI (1968). Im Hochgebirge Sardiniens gibt es auch brachyptere Individuen (CIANFICCONI & MORETTI 1990). Außerhalb der drei Inseln wurde *L.budtzi* nicht gefunden.

Der Verbreitungstyp Korsika/Sardinien - Balearen ist wenig bekannt. Bei HOLDHAUS (1924) findet man keine überzeugenden Beispiele. *Prosimulium aculeatum* (Diptera, Simuliidae) kommt auf Sizilien, Sardinien, Mallorca, aber möglicherweise auch in Zentralspanien vor (CROSSKEY 1991).

Über die fossilen Köcherfliegen Europas sind wir relativ gut informiert, wenn auch nur regional und für kurze Perioden. Vor allem durch die Auswertung des baltischen Bernsteins aus dem Oligozän/Eozän (etwa 40 Millionen Jahre) von ULMER (1912), aber auch durch neuere Arbeiten von MEY (1985) über den sächsischen miozänen (22 Millionen Jahre) Bernstein und von WICHARD (1984) über Bernsteine zwischen Kreide und Miozän haben wir ein beträchtliches Detailwissen. Wenn wir die aus den europäischen Bernsteinen verschiedenen Alters bekannten mit rezenten europäischen Faunenlisten vergleichen und dabei alles außer acht lassen, was ULMER unter "Sericostomatidae" verstanden haben könnte (und dringend revidiert werden sollte), dann fehlt in der Bernsteinfauna nur eine Familie, nämlich die Limnephilidae, die aber rezent in Europa die weitaus größte Familie ist und ein Drittel des Artenbestandes stellt. Wohl gibt es subfossile spät- und postglaziale Nachweise von Limnephiliden (MALICKY 1973, JOOST 1984, ELIAS & WILKINSON 1983, WILLIAMS 1984), aber keine früheren. Man könnte daher vermuten, daß die Limnephilidae erst später, also nach dem Oligozän oder gar Miozän, nach Europa eingewandert sind. Unter den Limnephilidae ist die Unterfamilie Drusinae nach SCHMID (1956) eine ziemlich altertümliche Gruppe, die sich in Europa entfaltet hat, und eine der "ursprünglichsten" Drusinae-Gattungen ist *Leptodrusus* (SCHMID 1956). *L.budtzi* könnte man also gewissermaßen als die "älteste" noch lebende europäische Limnephilide auffassen, d.h. als Art, die seit langer Zeit ein beschränktes Areal bewohnt und ursprüngliche Merkmale bewahrt hat. Die Tatsache ihres disjunkten Vorkommens auf Korsika und Sardinien einerseits und auf Mallorca andrerseits legt Spekulationen nahe, daß sie schon seit der Zeit der Trennung dieser Inseln dort lebt und mit ihnen zusammen auseinandergedriftet ist. Wenn wir also den Zeitpunkt der Trennung Mallorcas von Sardinien/Korsika kennen, dann wissen wir, seit wann *L.budtzi* dort lebte und damit auch, seit wann es Limnephiliden in Europa geben muß. Diese Trennung ist im Miozän erfolgt (siehe unten).

Diese Überlegung hat aber mehrere Schönheitsfehler. Im unteren Miozän (Burdigalien) waren die Balearen mit Ausnahme eines kleinen Teils von Menorca vom Meer bedeckt, so daß dort außer in einem kleinen Restareal terrestrische und Süßwassertiere nicht überleben konnten. Diese Meeres- Transgression hat die reiche oligozäne Fauna und Flora vernichtet. Tatsächlich gibt es unter den Trichopteren der Balearen keine einzige jenes altmediterranen Disjunktionstyps, der vermutlich auf das frühe Tertiär oder noch weiter zurückgeht und dessen Angehörige fast immer Verwandtschaftsbeziehungen zu tropischen Gruppen zeigen, wie etwa *Helicopsyche, Calamoceras* oder *Odontocerum* (MALICKY 1976). Im Torton war dann das ganze paläozoische Areal von Menorca überflutet; Teile von Mallorca waren dann aber anscheinend wieder Land. Im Messinien gar es die berühmte mehrmalige Austrocknung des Mittelmeers; im Pliozän bestanden dann Mallorca plus Menorca und die Pityusen als separate Großinseln (COLOM 1980). Wenn so anspruchsvolle Fließwassertiere wie *Leptodrusus* oder *A.quadratus* all diese Veränderungen überstanden haben sollten, müssen schon einge Zufälle mitgespielt haben. Aber andrerseits wissen wir über die Vorgänge, die Millionen Jahre zurückliegen, nur in den Grundzügen Bescheid. Über die Details, die die permanente Existenz bestimmter Tiere ermöglicht haben, wissen wir nichts, und wir werden sie vermutlich auch nie wissen.

Man kann aber auch annehmen, daß *L.budtzi* früher auf den angrenzenden Festländern (Iberische und Appennin-Halbinseln) vorkam und inzwischen ausgestorben ist. In diesem Fall hätte er auch viel später unabhängig voneinander nach Mallorca und nach Korsika/Sardinien einwandern, aber ebensogut auch von dort auswandern können. Das werden wir vermutlich nie sicher wissen. Selbst wenn wir die Art rezent auf dem Kontinent finden würden, könnten beide Möglichkeiten offen bleiben. Nach unserem heutigen Wissen ist die Landverbindung zwischen den Balearen und dem iberischen Festland erst nach der zwischen der Appenninhalbinsel und Korsika unterbrochen worden. So wäre sogar ein Fund beispielsweise in Südfrankreich oder Italien durch eine sehr späte Wanderung sowohl von den Balearen über das iberische Festland als auch von Korsika über die Appenninhalbinsel erklärbar. Falls man einen solchen Fund machen sollte, könnte man versuchen, mit verfeinerten Methoden der (insbesondere chemischen) Mikrotaxonomie Klarheit zu erlangen. Die Tiere von Mallorca sind mit den Methoden der traditionellen Taxonomie nicht einmal subspezifisch von den korsardinischen differenzierbar.

Eine Bemerkung sei hier eingeflochten, da Ausdrücke wie "Tertiärrelikt" u.dgl. manchmal auf Skepsis stoßen. Im strengen Sinne müßte man freilich nachweisen, daß die rezenten Individuen sich von den tertiären nicht unterscheiden, was in der Praxis kaum möglich ist. Im weiteren Sinne kann man aber bei besonders gelagerten Fällen diese Ausdrücke sehr wohl verwenden, da man stillschweigend voraussetzt, daß sich die Arten seither spezifisch oder intraspezifisch irgendwie verändert haben. In der Landtierwelt haben die großen Schlüsselereignisse für ihre heutige Verbreitung während des Pleistozäns stattgefunden, weshalb die Bezeichnung "Tertiärrelikt" für ein terrestrisches Insekt, zumindest nördlich der Alpen, etwas Außerge-

wöhnliches ist. In der Fließwasserfauna waren die Auswirkungen der pleistozänen Vereisungen bei weitem nicht so gravierend, und im Mediterrangebiet schon gar nicht (MALICKY 1983a). Deshalb sind die normalen Fließwasser- Köcherfliegen, von wenigen Ausnahmen abgesehen, sowieso lauter "Tertiärrelikte", weshalb sich allfällige Expansions- und Regressionsereignisse im tiefen Dunkel vieler Millionen Jahre verlieren und dementsprechend schwieriger zu rekonstruieren sind.

Ökologische Charakterisierung der Trichopteren

Die Arten der Balearen

Die Arten der Balearen können in mehrere ökologische Gruppen zusammengefaßt werden. Diese Gruppierung kann aber nur grob sein. Über die genaueren Lebensansprüche bestimmter Arten sind war ja nur ausnahmsweise unterrichtet. Die Charakterisierung erfolgt hier nach der Freilandbeobachtung.

Typische Arten *stehender* Gewässer fehlen völlig.

Einige Arten bewohnen sowohl stehende als auch Fließgewässer. In diesen Fällen werden in der Regel größere Flüsse bevorzugt. Man kann solche Arten aber auch in kleineren Bächen finden, wenn in ihnen Bedingungen herrschen, die denen der größeren Flüsse oder auch Seen und Weihern nahekommen, die im einzelnen schwer zu präzisieren sind: Temperaturgang, langsamere Strömung, Vorhandensein von bestimmten Wasserpflanzen etc. Auf den Balearen fallen in diese Kategorie:

Tinodes waeneri und *Ecnomus tenellus*.

Bewohner intermittierender Bäche. Diese typisch mediterrane Gruppe mit vielen Arten in den verschiedenen Teilen des Mediterrangebiets ist mit nur zwei Arten (*M. aspersus*, *M. fissa*) auf den Balearen bemerkenswert unterrepräsentiert. Die Larven entwickeln sich rasch über den Winter hin, während diese Bäche Wasser führen, und die Adulten verbringen die sommerliche Trockenzeit in Imaginal-Dormanz, oft in Höhlen. Die Literatur über diese Gruppe ist umfangreich (z.B. BOUVET 78, DENIS 1974, MALICKY & WINKLER 1974, MALICKY 1981a, 1987).

Alle anderen Arten sind typische Fließwasser-Köcherfliegen, und zwar solche, die mehr oder weniger für kleinere Fließgewässer (Rhithral) typisch sind. Manche (z.B. *Chimarra marginata*) haben eine etwas weitere ökologische Valenz und können auch in Flüssen leben. Die Liste enthält auffallend viele Hydroptilidae; mehr als ein Drittel der Arten gehört zu ihnen, aber es sind keine Stillwasser-Arten dabei, sondern alle sind aus Bächen bekannt. Die meisten dieser Hydroptilidae ernähren sich als Larve von Fadenalgen, die in Bächen unter mediterranen Bedingungen (hohe Wassertemperatur, starke Insolation, gute Nährstoffversorgung) nirgends fehlen. Hydroptiliden-Larven haben wohl auch wegen ihrer Kleinheit, d.h. der günstigen Relation zwischen Körpermasse und Oberfläche, eine bessere Sauerstoffversorgung als größere Tiere. Ihr Aufenthalt inmitten von Fadenalgen ermöglicht ihnen sicherlich auch, von dem bei der Assimilation reichlich produzierten Sauerstoff unmittelbar zu profitieren.

Agapetus quadratus war nur von zwei Stellen in Korsika bekannt und ist dort ein typischer Bewohner des unteren Quellbereichs (Hypokrenal; GIUDICELLI, pers.Mitt.). Der Bach bei Puigpuñent und ein weiterer Bach im westlichen Gebirge Mallorcas, wo ich diese Art gefunden habe, zeigen keinen Quellbachcharakter. Es kann also eine etwas breitere ökologische Valenz vermutet werden. Die Beschränkung auf das Hypokrenal in Korsika ist vielleicht ein Konkurrenzphönomen, weil dort noch weitere verwandte Arten vorkommen.

Leptodrusus budtzi ist in den Bergen Sardiniens und Korsikas in Seehöhen von ungefähr 500 bis 2000m in kleineren Bächen verbreitet und häufig. Der Bach am Hang des Puig Mayor, der einzige Platz, wo die Art auf Mallorca gefunden wurde, ist von allen sardischen und korsischen Bächen insofern verschieden, als er auf Kalk fließt und im Sommer nur in Form von leicht durchströmten Resttümpeln existiert. Dabei mag der Larve eine offenbar endogen fixierte Sommerdormanz, während der sie wochenlang so gut wie keine Nahrung aufnimmt und nicht wächst (eigene Beobachtung im Labor), die Anpassung erleichtern. Solche Larvaldormanzen sind bei Limnephiliden nicht selten (DENIS 1977).

Der in ökologischer Hinsicht überraschendste Fund ist *Hydropsyche angustipennis mallorcana*. Die ♂♂

gleichen den kontinentalen *angustipennis* sehr, aber der Aedeagus ist auffallend anders gebaut. *H. angustipennis* ist in den nördlichen Teilen Mitteleuropas eine der häufigsten Köcherfliegen und dort ziemlich euryök. Ihre Häufigkeit nimmt aber nach Süden stark ab. Schon in den meisten Gegenden Österreichs ist sie selten, obwohl sie im Süden sogar das bulgarische Strandscha-Gebirge (KUMANSKI & MALICKY 1984) und die Umgebung von Istanbul (SIPAHILER & MALICKY 1987) erreicht. Von der Iberischen Halbinsel ist sie nicht bekannt (de JALÓN, pers. Mitt.). Aus Frankreich melden BERLAND & MOSELY (1937) Carcassonne als den südlichsten Punkt. In Italien wurde sie südwärts bis Apulien und Kalabrien gefunden (MORETTI & CIANFICCONI 1981). Von ihrer ökologischen Valenz her ist ihr Vorkommen in einem Bach auf Mallorca nicht so verwunderlich, wohl aber, wie sie dort hingekommen ist.

Verwunderlich ist das anscheinende Fehlen einer hygropetrischen Trichopterenfauna. Es kann aber sein, daß solche Arten auf den Balearen noch gefunden werden. Die einzige *Stactobia*, die nach VAILLANT (pers.Mitt.) auf Mallorca gefunden wurde, ist nicht der hygropetrischen Fauna zuzurechnen, wie es sonst bei den Angehörigen dieser Gattung im mediterranen Bereich üblich ist. In Südasien sind allerdings mehrere *Stactobia*-Arten normale Bachbewohner (SCHMID 1985). VAILLANT fand die Larven dieser Art auf dem felsigen Grund im relativ tiefen Wasser eines Baches. Die einzige mir aus eigener Anschauung bekannte *Stactobia*, die als Larve nicht hygropetrisch, sondern auf dem felsigen Grund eines Baches in 20-30cm Tiefe lebt, ist *S. ericae* aus Sardinien (MALICKY 1981). Solange aber keine Adulten aus Mallorca vorliegen, sei vor voreiligen Schlüssen gewarnt.

Vergleich mit dem iberischen Festland

Der Vergleich von kleinen Inseln mit einem nahegelegenen Festland, das auf einer vielfach größeren Fläche eine viel größere Mannigfaltigkeit des Angebots an Lebensräumen aufweist, muß in ökologischer Hinsicht immer zu Ungunsten der ersteren ausfallen. Selbst wenn die Mannigfaltigkeit der Lebensräume gleich wäre, wären die Inseln mit ihren viel kleineren Populationen im Nachteil, denn kleinere Populationen können unter ungünstigen Ereignissen mehr leiden, so daß die Artenzahl schon deswegen geringer sein wird.

Die Prinzipien der "Insel-Biogeographie" (SIMBERLOFF 1974) funktionieren nur bei Tiergruppen, bei denen sich auf Inseln ein Gleichgewicht zwischen der (dauernden) Einwanderung und der (dauernden) lokalen Auslöschung einstellt, also bei vagilen Tieren wie Singvögeln, Ameisen, Blattläusen und dergleichen. Köcherfliegen sind extrem sessile Tiere, bei denen sich ein solches Gleichgewicht in überschaubaren Zeiträumen nicht einstellt.

Die Balearenfauna ist zwar viel ärmer als das Festland, und artenreiche Gruppen fehlen. Die Arten, die trotzdem vorkommen, haben eine im Rahmen des Möglichen breite ökologische Valenz und sind auf der Halbinsel verbreitet und häufig: *R. munda*, *C. marginata*, *P. kingi*, *T. maclachlani*, *T. waeneri*, *E. tenellus*, und die Hydroptiliden. Sogar die speziell an das Mittelmeerklima angepaßten *Mesophylax*- Verwandten sind auf dem Kontinent viel reicher vertreten. Hingegen sind jene Balearen-Arten, die ökologisch etwas aus dem Rahmen fallen (*H. angustipennis*, *A. quadratus*, *L. budtzi*, *Stactobia* sp.) von der Halbinsel nicht bekannt.

Vergleich mit Korsika und Sardinien

Die Inseln Korsika und Sardinien sind zwar nicht vielfach größer als Mallorca, haben aber viel reichere Trichopterenfaunen, was teilweise historisch erklärbar ist, aber auch von großen Unterschieden im Biotopangebot abhängt. Sardinien und Korsika bestehen größtenteils aus wasserundurchlässigen Gesteinen und haben dementsprechend viel mehr permanente Bäche; Kalk ist selten. Darüber hinaus gibt es, vor allem auf Korsika, auch ziemlich viele typische Bewohner von stehenden Gewässern, obwohl das Angebot an Seen und Weihern arm ist. Solche Arten (Limnephilini, Leptoceridae) gehen dort auf kleine Tümpel u.dgl. über. Solche Möglichkeiten fehlen auf Mallorca weitgehend. Ferner gibt es auf Sardinien und Korsika auch Bäche im Hochgebirge. Sie haben aber anscheinend keine eigene Gebirgsfauna unter den Köcherfliegen.

Vergleich mit den Ägäischen Inseln

Trotz der geographisch weiten Entfernung ist ein ökologischer Vergleich sinnvoll. Man wird zwar nur ausnahmsweise gemeinsame Arten finden, aber das Klima ist ähnlich. Die petrographischen Voraussetzungen (Kalk oder wasserundurchlässiges Gestein) variieren in der Ägäis. Auch auf vielen der kleineren Ägäis-Inseln ist die typisch mediterrane, angepaßte Gruppe der Limnephilidae aus der Verwandtschaft von *Mesophylax* mit einigen Arten vertreten. Auf Kreta gibt es immerhin sieben davon. Bewohner stehender Gewässer fehlen in der Ägäis ebenfalls fast ganz. Die Auswahl der vorhandenen Familien ist aber wesentlich größer, was wohl historische Gründe hat. Was in der Ägäis besonders auffällt, ist die scharfe Trennung zwischen den Faunen der permanenten und der der intermittierenden Bäche. Alle Arten mit Ausnahme der *Mesophylax*- Verwandtschaft und der hygropetrischen *Stactobia* und *Tinodes* (die auf den Balearen noch nicht gefunden wurden) leben in permanenten Bächen. Sommerliche Resttümpel sind für Köcherfliegen unzureichend, aber vorhanden und von anderen Tieren bewohnt. Die sommerliche Trockenperiode ist im ostmediterranen Raum viel ausgeprägter und für die Tiere härter. Auf Mallorca fand ich im wasserlosen, aber feuchten Bachbett im Schotter in einigen Zentimetern Tiefe lebende Trichopterenlarven und sogar zugedekkelte Schnecken der Fließwasserart *Ancylis fluviatilis*, die offenbar mäßige Austrocknung eine Zeitlang tolerieren können. Im Ägäisraum ist so etwas unmöglich. *A. fluviatilis* lebt dort nur im permanent fließenden Wasser; das Trockenfallen eines Baches bedeutet für solche Tiere sichere Vernichtung. Bemerkenswert ist, daß von den eingedeckelten *Ancylus* auf Mallorca die erwachsenen schon tot waren. Die kleineren Exemplare lebten aber noch zu einem hohen Prozentsatz. Daraus geht hervor, daß für die größeren Exemplare auch dort schon die Grenze des Erträglichen überschritten war. Die kleineren Tiere sind offenbar etwas widerstandsfähiger.

Hier liegt der Schlüssel für das Verständnis dafür, warum es auf verschiedenen Ägäisinseln trotz härterer Klimabedingungen eine wesentlich höhere Auswahl an Arten und Gruppen gibt, selbst wenn man die historischen Gründe außer acht läßt. Auf den Ägäisinseln leben diese Tiere in permanenten Bächen, die nur äußerst ausnahmsweise auf Kalk, sonst aber immer auf Phylliten, Sandsteinen, Granit und anderen wasserundurchlässigen Silikaten fließen. Auf Mallorca gibt es nur wenige Bäche, die man ohne Einschränkung als permanent betrachten kann (wie z.B. den Bach von Puigpuñent). Alle anderen trocknen gelegentlich aus. Einzelne Arten, die entsprechend euryök sind, halten das aus, empfindlichere Arten gehen zugrunde. Das mag erklären, warum von den so vielen in Frage kommenden iberischen Fließwasserarten nur so wenige auf den Balearen vorkommen. Auf den Ägäisinseln haben die Bewohner intermittierender Bäche besondere Anpassungstrategien entwickelt. Die schon mehrmals erwähnten Limnephilidae der *Mesophylax*- Verwandtschaft entwickeln sich im Winter rasch und übersommern als Imago (BOUVET 1978, MALICKY 1981a). Einige Plecoptera haben zusätzlich zu einer Eidiapause noch hohe Trockenresistenz der Eier (MALICKY 1982). Einige Simuliidae (Diptera) haben sehr kurze Generationszeiten und eine besondere Fähigkeit, passende Biotope besonders rasch zu finden und zu kolonisieren. Süßwasserkrabben (Potamonidae) können die Bäche aktiv verlassen und eine Zeitlang auf dem Trockenen leben.

Die Entstehung der Trichopteren-Vergesellschaftungen der Balearen als Modell für ihre Fließwasser-Ökosysteme.

Abgesehen von einer Subspeziation in zwei Fällen deutet nichts auf eine autochthone Entstehung einer Trichopterenfauna auf den Balearen. Die Artenzusammensetzung deutet vielmehr auf mehrere Einwanderungsschübe und eine im Lauf der Zeit eingetretene Verarmung hin, deren Gründe in dem räumlich und qualitativ beschränkten Biotopangebot, in der ungünstigen Kombination von Untergrund (Kalk) und Klima (Sommertrockenheit) und in historischen Vorgängen liegen. In neuester Zeit kommt noch groß angelegte anthropogene Biotopzerstörung (Bau von Bewässerungsanlagen und Wasserleitungen) dazu. Eine solche Verarmungstendenz ist schon von anderer Seite (z.B. COLOM 1980) bei vielen anderen Tier- und Pflanzengruppen festgestellt worden. Trotzdem ist die rezente Fauna ökologisch und zoogeographisch heterogen genug, daß man verschiedene Einwanderungsschübe voraussetzen kann.

Nach verschiedenen Quellen (zitiert bei de VRIES 1985) ist die derzeitige Lage der betreffenden Inseln das Ergebnis der Tektonik von Mikroplatten. Während des Oligozän (etwa 22-38 Millionen Jahre zurück) war die Gegend des westlichen Mittelmeers von einem kontinentalen Massiv erfüllt. Dieses Protoligurische Massiv enthielt die heutigen Bereiche von Sizilien, Korsika, Sardinien, Menorca, Kabylien und einen Teil von

Kalabrien. Mallorca und Ibiza gehörten zu dem großen tertiären Alpin-Orogen-Komplex; der Bereich der Balearen war aber anscheinend untereinander und mit dem iberischen Festland verbunden. Im Miozän begann das Massiv zu zerbrechen, und Kalabrien, Sizilien, Sardinien und Korsika drehten sich weg. Die Balearen blieben mit der iberischen Halbinsel bis zum Oberen Miozän verbunden, während die Trennung der balearischen Inseln voneinander erst ungefähr vor 1 Million Jahren, also im Pleistozän, vor sich ging. Wenn man also annimmt, daß *Leptodrusus budtzi* schon das protoligurische Massiv bewohnt hat, wäre seine Anwesenheit seit dem Miozän auf diesen sich erst später trennenden Inseln anzunehmen, also vor ungefähr 5-22 Millionen Jahren. Die baltische Bernsteinfauna ist ungefähr in den Bereich Oligozän-Eozän zu datieren, also zirka 40 Millionen Jahre zurück (WICHARD 1984). Zwischen diesen beiden Zeiträumen wäre demnach die vermutete Einwanderung der Limnephilidae nach Europa anzunehmen.

Es kann also sein, daß *Leptodrusus budtzi* und *Agapetus quadratus* Relikte aus dieser frühen Zeit sind. Es ist anzunehmen, daß solche Arten ursprünglich in einem dauernd humiden Klima lebten, unter dem praktisch alle Bäche permanent waren. Erst ungefähr ab dem Miozän ist mit dem Erscheinen des typischen mediterranen Winterregenklimas zu rechnen. Nach dem Ende des Pleistozäns hat es wieder eine etwas feuchtere Periode gegeben, aber das typische Mediterranklima hat sich dadurch nicht geändert (GAT & MAGARITZ 1980).

Der in den letzten Jahren in der mediterranen Zoogeographie zu Ehren gekommene "Messianian event", d.h. das mehrmalige Austrocknen des Meeres vor ungefähr sechs Millionen Jahren, hilft bei der Zoogeographie von Köcherfliegen nicht weiter, denn für sie ist eine Salzwüste oder eine Brackwasserlagune genauso unüberwindlich wie ein offener Ozean. Für euryöke Arten könnte man höchstens annehmen, daß sie sich während des Austrocknungsprozesses mit den dann weiter in die heute meerbedeckten Bereiche vordringenden Bachmündungen ausgebreitet haben und damit allfällige zu überwindende Distanzen zwischen Inseln und/oder Festländern kürzer geworden sind. Das könnte das Vorkommen von Inselendemiten auf zwei oder mehreren einander nahe liegenden Inseln erklären.

Für die anderen balearischen Trichopteren ist die Annahme einer so weit zurückliegenden Einwanderungszeit nicht notwendig. Da die Balearen bis tief ins Pleistozän mit der iberischen Halbinsel verbunden waren, konnten die Tiere bis spätestens zu dieser Zeit einwandern. Für irgendeine konkrete Art irgendeine bestimmte Periode, etwa ein bestimmtes Interglazial als Immigrationszeit anzunehmen, wäre auch dann hoffnungslos, wenn wir nicht wüßten, daß es mindestens 17 Vereisungen (FINK & KUKLA 1977) anstatt der klassischen, von manchen Autoren noch immer angenommenen Eiszeiten Günz, Mindel, Riß und Würm (bzw.mit ihren analogen Bezeichnungen in Nordeuropa) gegeben hat. Allerdings könnte es sein, daß die Einwanderung von *Hydropsyche angustipennis* früher stattgefunden hat als die der diversen südwesteuropäischen Arten: Ihr Vorkommen so weit abseits vom normalen, für sie ökologisch optimalen rezenten Areal läßt daran denken, daß das Gesamtareal in einer kühleren und feuchteren Periode, also beispielsweise in einer der den mittel- und nordeuropäischen Vereisungsperioden entsprechenden Pluvialzeiten weiter nach Süden gereicht hat und die Mallorca- Population sich aus irgendwelchen Gründen bis jetzt halten konnte (Fehlen von Konkurrenz ??), während die Populationen weit ringsherum verschwunden sind. Nebenbei bemerkt, ist es merkwürdig, daß ausgerechnet *H.angustipennis* und *H.exocellata* auf den Balearen leben und nicht irgendwelche Arten aus der *instabilis*-Gruppe, wie es sonst auf mediterranen Inseln üblich ist. Eine vermutliche frühere Einwanderungszeit von *H.angustipennis* würde auch mit der eidonomischen Differenzierung der ssp.*mallorcana* in Einklang stehen. Auf *Tinodes waeneri pollensa* könnte die gleiche Folgerung zutreffen, nur mit dem Unterschied, daß *T.waeneri* als Gesamtart ein weiter nach Süden reichendes Areal (Abb. 6) hat als *H.angustipennis* (Abb. 5) und rundherum in den den Balearen benachbarten Gebieten in der Nominatform vorkommt. Daß sie ausgerechnet auf Mallorca eine deutlich verschiedene Subspezies entwikkelt hat und beispielsweise auf Sardinien und Korsika nicht, kann ein Hinweis auf eine längere Isolation sein - muß es aber nicht. In der viel kleineren Population von Mallorca könnten sich, theoretisch angenommen, allfällige Mutanten rascher durchsetzen, weshalb der Grad der eidonomischen Differenzierung kein strenges Maß für das phylogenetische Alter ist.

Wenn man einen Vortrag über Zoogeographie von Trichopteren mediterraner Inseln hält, kommt in der Diskussion der stereotype Einwand, daß Trichopteren fliegen und daher Meeresstraßen leicht überwinden könnten. Das ist nicht so. Der beste Beweis dafür ist die starke spezifische Differenzierung auf vielen Ägäisinseln. Wenn die Überquerung von Meeresstrecken so einfach wäre, dürfte es dort nicht so viele Inselendemiten geben.

Die weitaus meisten Trichopteren können zwar fliegen, aber nicht über längere Strecken. Man findet zwar gelegentlich eine gewisse Korrelation zwischen der tatsächlich nachgewiesenen "Flugfreudigkeit" und der Arealgröße einer Art (MALICKY, in Vorbereitung), aber das ändert nichts daran, daß auch für Arten, die gelegentlich drei Kilometer von ihrem Bach wegfliegen, eine kurze offene Meeresstrecke ein unüberwindliches Hindernis darstellt. Selbst wenn sie vom Wind passiv vertragen werden würden (was sie in ihrem ganzen Verhalten,im Gegensatz zu typischen Wanderinsekten wie manchen Schmetterlingen, zu vermeiden trachten), würden sie den Transport nicht überleben. Aber die meisten Arten entfernen sich, wie man leicht immer wieder beobachten kann, kaum drei Meter vom Ufer ihres Baches. Ausgenommen sind wenige Arten, die als Adulte langlebig und robust sind und denen ich einen gelegentlichen Flug übers offene Meer zutrauen würde. Das sind im Mediterrangebiet vor allem die an austrocknende Bäche angepaßten Arten der *Mesophylax*-Verwandtschaft, aber auch viele Limnephilini, die in intermittierenden Tümpeln leben und ebenfalls eine monatelange Imaginal-Dormanz durchmachen (die allerdings im südlicheren Mittelmeergebiet nicht sehr artenreich sind). Mit *Micropterna nycterobia* habe ich mit Markierungsversuchen nachgewiesen, daß ein Individuum in höchstens vier Nächten eine Strecke von drei Kilometer zurückgelegt hatte (MALICKY & WINKLER 1974). Auf den Balearen sind zwei solche Arten gefunden worden: *Mesophylax aspersus* und *Micropterna fissa*. Die Evolution der ganzen Gruppe ist im Zusammenhang mit dem mediterranen Klima zu sehen (MALICKY 1987); da dieser Klimatyp im Mittelmerraum schon seit dem Miozän (GREUTER 1970) anzunehmen ist, kommmt eine Einwanderung dieser Arten auf die Balearen während des ganzen Zeitraums von damals bis heute in Betracht. Wahrscheinlich ist es aber, daß diese Arten dauernd, wenn auch nur sporadisch, mit den Populationen der nächstgelegenen Inseln und Festländer in Kontakt stehen und so ein gewisser Genaustausch dauernd stattfindet. Dafür spricht auch das weitgehende Fehlen einer subspezifischen Differenzierung in den großen Arealen dieser Arten (wobei es aber bei genauerer Untersuchung noch Überraschungen geben könnte).

Zusammenfassung

Die Köcherfliegen der Balearen (Mallorca, Menorca, Ibiza) werden nach ökologischen und zoogeographischen Gesichtspunkten analysiert. Es handelt sich ausschließlich um Fließwasserarten; einige können sowohl in fließenden als auch in stehenden Gewässern leben. Typische Arten stehender Gewässer fehlen ebenso wie solche Lebensräume. Zwei von den 20 Arten gehören zu der an intermittierende Bäche angepaßten *Mesophylax*-Verwandtschaft (Limnephilidae). Die anderen leben in permanent fließenden Bächen und zeigen keine besonderen Anpassungen, wohl aber eine gewisse Toleranz, kurzzeitig ohne Wasser in feuchten Lückenräumen des Bachbodens zu überleben. Da nicht alle Fließwasserarten so große Toleranz aufweisen, erklärt sich daraus die geringe Artenzahl selbst auf der großen und wasserreichen Insel Mallorca. Im Vergleich dazu herrscht z.B. auf den ägäischen Inseln im Sommer eine viel längere und ausgeprägtere Trockenheit, so daß dort eine viel artenreichere Fauna lebt, die entweder unbedingt auf permanente Bäche angewiesen ist oder weitgehende Anpassungen an die Trockenzeit erworben hat.

Die meisten Balearen-Arten haben im westlichen Mittelmeerraum eine weitere Verbreitung oder überhaupt viel größere Areale. Zwei Arten, nämlich *Hydropsyche angustipennis* und *Tinodes waeneri*, die ebenfalls weit verbreitet sind, sind auf Mallorca subspezifisch differenziert. Zwei weitere, nämlich *Leptodrusus budtzi* und *Agapetus quadratus*, sind Mallorca und Korsika (erstere auch Sardinien) gemeinsam und als alte Relikte zu betrachten; ihr Vorkommen geht vielleicht auf das Miozän zurück. Die meisten anderen Arten können ihren Ursprung auf die bis weit ins Pleistozän hinein reichende Landverbindung zur iberischen Halbinsel zurückführen, wobei *H. angustipennis*, deren Hauptareal rezent deutlich weiter im Norden liegt und die auf Mallorca subspezifisch verschieden ist, in einer früheren Pluvialperiode eingewandert sein könnte, was vielleicht auch auf den ebenfalls subspezifisch differenzierten *Tinodes waeneri* zutrifft. Die Immigration der beiden Arten der *Mesophylax*-Gruppe (*M. aspersus* und *M. fissa*) ist zeitlich nicht fixierbar, weil die Adulten weite Strecken fliegen können und sich möglicherweise auch heute in gelegentlichem Genaustausch mit den Populationen des Festlandes befinden.

Die Evolution der Trichopteren-Vergesellschaftungen (als Modell für die Bach-Ökosysteme) auf den Balearen ist also durch mehrere Einwanderungsschübe und dauernde Verarmungstendenzen charakterisiert. Nichts deutet darauf hin, daß Arten auf diesen Inseln selber entstanden sein könnten.

Danksagung

Frau Prof. F. CIANFICCONI und die Herren L. FILBÀ i ESQUERRA, Prof .J. GIUDICELLI, Dr. D. GARCIA de JALÓN, Prof. G. P. MORETTI und Prof. F. VAILLANT halfen mit mit Informationen, Doz. W. SCHEDL vermittelte mir wichtige Literatur. Dr. P. ADAMICKA begleitete mich auf der Reise im Mai 1978. Dr.O.ESPAÑOL sandte mir Material aus dem Museum Barcelona. Allen sage ich meinen herzlichen Dank.

Literatur

BERLAND, L., MOSELY, M. E. 1936/1937: Catalogue des Trichoptères de France. - Ann. Soc. Ent. Fr. **105**, 111-144; **106**, 133-168.

BOTOSANEANU, L., CIANFICCONI, F., MORETTI, G. P. 1986: Autumnal aspects of the caddisfly fauna (Trichoptera) of Sicily, with the description of a remarkable relict species. - Mitt. Ent. Ges. Basel N.F. **36**, 145-154.

BOUVET, Y. 1978: Adaptations physiologiques et comportementales des *Stenophylax* (Limnephilidae) aux eaux temporaires. - Proc. 2nd Int. Symp. Trich., 117-119. Junk: The Hague.

CIANFICCONI, F., MORETTI, G. P. 1990: Zoogeographical aspects of the trichopteran fauna (Insecta Trichoptera) of Corsica, Sardinia and Sicily. - Atti Conv. Lincei **85**, 493-519.

COLOM CASASNOVAS, G. 1980: Biogeografia de las Baleares. Palma, 2 vols., 517pp.

CROSSKEY, R.W. 1991: The blackfly fauna of Majorca and other Balearic Islands (Diptera: Simuliidae). - J. Nat. Hist. **25**, 671-690.

DENIS, C. 1974: Données sur la chronologie de la maturation ovarienne et sur la diapause de *Micropterna sequax* McLachlan (Trichoptera, Limnephilidae). - Bull. Soc. Sci. Bretagne **49**, 125-129.

-- 1977: Larval and imaginal diapauses in Limnephilidae. - Proc. 2nd Int. Symp. Trich. 109-115. Junk: The Hague.

ELIAS, S. A., WILKINSON, B. 1983: Lateglacial insect fossil assemblages from Lobsigensee (Swiss Plateau). Studies in the late Quaternary of Lobsigensee 3. - Rev. Paléobiol. **2**, 189-204.

FILBÀ i ESQUERRA, L. 1977: Noves localitzacions ibèriques de Tricòpters cavernícoles. - Comun. 6è Simp. Espel. Biospel. Terrassa 1977, 131-134.

FINK, J., KUKLA, G. J. 1977: Pleistocene climates in Central Europe: At least 17 interglacials after the Olduvai Event. - Quat. Res. **7**, 363-371.

GAT, J. R., MAGARITZ, M. 1980: Climatic variations in the Eastern Mediterranean Sea Area. - Naturwiss. **67**, 80-87.

GIUDICELLI, J. 1968: Recherches sur le peuplement, l'écologie et la biogéographie d'un réseau hydrographique de la Corse centrale. - Thèse, Fac. Sci. Univ. Aix-Marseille, 2 vols.

GREUTER, W. 1970: Zur Paläogeographie und Florengeschichte der südlichen Ägäis. - Feddes Rep. **81**, 233-242.

HOLDHAUS, K. 1924: Das Tyrrhenisproblem. Zoogeographische Untersuchungen unter besonderer Berücksichtigung der Koleopteren. - Ann. Naturhist. Mus. Wien **37**, 1-200.

JOOST, W. 1984: Fossile Reste aquatischer Insekten aus dem Travertin von Weimar. - Quartärpaläontologie **5**, 321-324.

KUMANSKI, K., MALICKY, H. 1984: On the fauna and the zoogeographical significance of Trichoptera from the Strandzha Mts. (Bulgaria). - Proc. 4th Int. Symp. Trich. 197-201. Junk: The Hague.

MALICKY, H. 1973: Trichoptera. In: Handbuch der Zoologie, IV/2/2/29, 1-114. De Gruyter: Berlin.

-- 1975: Bericht über das Forschungsprojekt "Ökologische Untersuchungen an eumediterranen Fließgewässern". - Arb. Biol. Stat. Lunz **859**, 1-23.

-- 1976: A progress report on studies on Trichoptera of the Eastern Mediterranean Islands. - Proc. 1st Int. Symp. Trich. 71-76. Junk: The Hague.

-- 1980: Beschreibungen von neuen mediterranen Köcherfliegen und Bemerkungen zu bekannten (Trichoptera). - Z. Arbgem. Öst. Ent. **32**, 1-17.

-- 1981: Weiteres Neues über Köcherfliegen aus dem Mediterrangebiet (Trichoptera). - Entomofauna **2**, 335-355.

-- 1981: The phenology of dispersal of several caddisfly (Trichoptera) species in the island of Crete. - Proc. 3rd Int. Symp. Trich. 157-163.

-- 1982: Anpassungen von zwei Steinfliegen-Arten (Plecoptera, Insecta) an intermittierende Bäche in Kreta. - Ann.Mus.Goulandris **5**, 179-182.

-- 1983: Atlas der europäischen Köcherfliegen. Junk: The Hague, X+298pp

-- 1983: Chorological patterns and biome types of European Trichoptera and other freshwater insects. - Arch. Hydrobiol. **96**, 223-244.

-- 1987: Ecological and eidonomic trends in Mediterranean Stenophylacini. - Proc. 5th Int. Symp. Trich. 149-150. Junk: The Hague.

MALICKY, H., WINKLER, G. 1974: Untersuchungen über die Höhlenimmigration von *Micropterna nycterobia* (Trichoptera, Limnephilidae). - Oecologia (Berl.) **15**, 375-382.
MEY, W. 1985: Die Köcherfliegen des Sächsischen Bernsteins (I). - Dt. ent. Z., N.F. **32**, 275-278.
MORETTI, G. P., CIANFICCONI, F. 1981: First list of Italian Trichoptera. - Proc. 3rd Int. Symp. Trich. 199-211. Junk: The Hague.
MORETTI, G. P., PIRISINU, Q. 1981: Morphological characteristics of *Leptodrusus budtzi* Ulm. in the immature stages. - Proc. 3rd Int. Symp. Trich. 231-236. Junk: The Hague.
NAVÁS, L. 1914: Notas entomológicas. 10.Neurópteros de Mallorca. - Bol. Soc. Aragon. Ci .Nat. **13**, 190-192.
SCHMID, F. 1956: La sous-famille des Drusinae (Trichoptera, Limnophilidae). - Mém. Inst. r. Sci. nat. Belg., Ser. 2, **55**, 1-92.
– – 1983: Encore quelques *Stactobia* McLachlan (Trichoptera, Hydroptilidae). - Nat. Can. **110**, 239-283.
SIMBERLOFF, D. 1974: Equilibrium theory of island biogeography and ecology. - Ann. Rev. Ecol. Syst. **5**, 161-182.
SIPAHILER, F., MALICKY, H. 1987: Die Köcherfliegen der Türkei. - Entomofauna (Linz) **8**, 77-165.
ULMER, G. 1912: Die Trichopteren des baltischen Bernsteins. - Beitr. Naturk. Preußens, Phys.-ökonom. Ges. Königsberg **10**, 1-380.
DE VRIES, E. 1985: The biogeography of the genus *Dugesia* (Turbellaria, Tricladida, Paludicola) in the Mediterranean region. - J. Biogeogr. **12**, 509-518.
WALTHER, H., LIETH, H. 1967: Klimadiagramm-Weltatlas. Fischer: Jena.
WICHARD, W. 1984: Fossil caddisflies in fossil resins. - Proc. 4th Int. Symp. Trich. 441-444. Junk: The Hague.
WILLIAMS, N. 1987: Caddisflies and quaternary palaeoecology - what have we learned so far? - Proc. 5th Int. Symp. Trich. 57-60. Junk: Dordrecht.

Anschrift des Verfassers:

Dr. Hans MALICKY
Sonnengasse 13
A - 3293 Lunz am See
Österreich